Die Luftwege der Pflanzen.

Von Dr. Hubert Leitgeb.

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgetragen in der Sitzung vom 29. November 1853.)

Es gibt so manche Abschnitte in der Anatomie der Pflanzen, die einer specielleren Bearbeitung und detaillirteren Ausführung bis jetzt noch nicht unterzogen wurden, obwohl dies in vielen Fällen höchst wünschenswerth wäre. Und dazu gehören vor Allem die luftführenden Räume, welche das Pflanzengewebe nach den mannigfaltigsten Richtungen durchsetzen, Erweiterungen und Verengungen bilden, und daher keinen geringen Antheil an der Form des Pflanzenkörpers und der Raumerfüllung desselben nehmen. Dieselben sind bis jetzt nur von einigen Anatomen etwas näher erforscht und untersucht, aber bei weitem nicht vollständig genug ausgebeutet worden.

Welch grossen Einfluss aber dieselben auf das Leben der Pflanze ausüben, wie wichtig ihre richtige Deutung für die Erklärung so mancher physiologischer Erscheinungen im Pflanzenleben ist, bedarf wohl keiner näheren Nachweisung und Erörterung.

Es schienen mir bei sorgfältiger Zusammenstellung dessen, was bereits bekannt ist, vor Allem gewisse Punkte als besonders wichtig, und daher einer genaueren Erforschung werth zu sein, die ich kurz in diese Fragen zusammenfassen würde:

Erstens. Unter wie vielerlei Hauptgruppen lassen sich alle luftführenden Räume der Pflanzen zusammenfassen, und wie können dieselben anatomisch charakterisirt werden?

 ${\bf Z}$ weitens. Wie entstehen die luftführenden Räume, und welche Ausdehnung haben dieselben? und

Drittens. Bilden die Luftgänge ein zusammenhängendes System, welches durch die Spaltöffaungen nach aussen mündet?

Bevor ich in eine nähere Auseinandersetzung der genannten Fragepunkte eingehe, will ich kurz den Entwickelungsgang verfolgen, den die Kenntniss dieser luftführenden Räume seit ihrer Entdeckung genommen.

Die Thatsache, dass in den Pflanzen Luft enthalten ist, war sehon dem Vater der Pflanzen-Anatomie Malpighi¹) bekannt, der durch das Zerschneiden der Pflanzen unter Wasser sich zuerst von deren Vorhandensein überzeugte. Er war es, der die Gefässe der Pflanzen als die luftführenden Organe ansah, und sie, wie sein ganzes Zeitalter überall nach Analogien haschend, den Tracheen der Insecten verglich, und auch desswegen "tracheae" nannte, ja sogar die Vermuthung aufstellte, sie könnten in den oberflächlichen Theilen mit der atmosphärischen Luft in Verbindung stehen.

Sein Zeitgenosse Grew²) sprach fast dasselbe aus, kannte jedoch schon die "Luftlücken" und beobachtete deren Scheidewände.

Fast hundert Jahre nach ihm, also zu Ende des achtzehnten Jahrhunderts, entdeckte endlich Van Marum ³) die eigentlichen Luftcanäle bei *Hippuris vulgaris*. *Nymphaeu alba* und anderen Wasserpflanzen, und sah ihre Bestimmung in der Verminderung des Gewichtes, das sie den damit versehenen Pflanzen ertheilten, um mit um so grösserer Leichtigkeit im Wasser schwimmen zu können.

Erst Rudolphi⁴) stellte genauere Untersuchungen an, erkannte die Function dieser Organe und nannte sie "Luftwege". Er war der erste, der auch auf ihre Bildung Rücksicht nahm, und für den Grund ihrer Entstehung das Auseinandertreten der Zellen ansah, die Querscheidewände jedoch für feste luftdichte Abschlüsse hielt, welche durchaus keine Communication der über einander stehenden Höhlen zulassen.

Im Gegensatze zu diesem Anatomen spricht sich Mirbel⁵) für ihre Entstehung durch Zerreissen der Zellen aus, und nennt sie "Lücken".

Eine genauere Kenntniss der luftführenden Räume ward jedoch erst dann möglich, als Treviranus 6) die Intercellulargänge entdeckte, und so den Weg bahnte, die Entstehung der Luftwege aus

¹⁾ Opera omnia, Pars I, pag. 12-14, 1687.

²⁾ The anatomy of pl. pag. 120 und 125.

³⁾ De motu fluidorum in plantis, 1773, pag. 15.

⁴⁾ Anatomie der Pflanzen pag. 136.

⁵⁾ Hist. nat. des plant, Chap. V. Des lacunes, pag. 73.

⁶⁾ Physiologie der Gewächse, Bd. 1, pag. 115.

336 Leitgeb.

diesen abzuleiten. Hatte er so ihren Bau erschlossen, so behauptete er jedoch, dass die, die verschiedenen Pflanzentheile durchziehenden, Luftwege mit der Atmosphäre in durchaus keiner Verbindung stehen, was auch von Link 1) geleugnet wurde, der den luftführenden Räumen den Charakter von "Luftgefässen" absprach. Bischof 2) behauptete, dass die Intercellularräume unmittelbar in die luftführenden Räume einmünden, und, da jene den Nahrungssaft führen, dieser so mit der in diesen Ränmen enthaltenen Luft in Berührung sei. Meyen 3) endlich gab in seiner Phytotomie mit Zugrundelegung der Arbeiten der früheren Anatomen eine Zusammenstellung aller verschiedenen Formen der luftführenden Räume, und suchte sie zu ordnen, indem er als Unterscheidungs- und Trennungsmerkmal ihre Entstehung annahm, und "Luftgänge," — als durch Auseinandertreten der Zellen entstanden, welche von Link "zusammengesetzte Zellen" genannt wurden - und "Luftlücken" - die der Zerreissung des Zellgewebes ihre Entstehung verdanken - unterschied. In wiefern er ihren gegenseitigen Zusammenhang erkannte, soll später erörtert werden.

Schleiden 4) macht in seiner Lehre über das Intercellular-System zwei Hauptabtheilungen von "Stoffbehältern ausserhalb der Zelle", indem er behauptet, dass in deneinem Falle, wo ausgeschiedene Säfte sich in den Intercellularräumen absondern, die Entstehung und Vergrösserung dieser Räume durch den Druck der Secretionsmassen selbst bewirkt wird: "Saftbehälter"; oder anderseits durch die Umwandlung und Zerreissung des Zellgewebes für den auszuscheidenden Stoff der Raum schon gebildet ist: "Luftbehälter".

Nach Unger ⁵) werden die durch Auseinandertreten der Zellen entstandenen canalartigen Räume "Luftcanäle" genannt; sind solche jedoch mit später zerreissendem Zellgewebe erfüllt, so heissen sie "Luftgänge", während die übrigen Formen nach Meyen beibehalten wurden.

Der schon von einigen früheren Anatomen vermuthete Zusammenhang der luftführenden Räume mit den Spaltöffnungen (eine Ansicht,

¹⁾ Grundlehren der Anat. und Physiol. d. Gew. und Nachträge 1809, pag. 30 et seq.

²⁾ Lehrbuch der Botanik, P. H. §. 164, pag. 243.

³⁾ Phytotomie, pag. 193.

⁴⁾ Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, III. Auft. 1. pag. 248.

⁵⁾ Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 1855, pag. 198.

die aber eben so oft widersprochen und angegriffen wurde, da sie auf keine massgebenden Untersuchungen gegründet war) stellt Unger nun als Lehre auf, welche lautet: "Die luftführenden Räume der Pflanze bilden ein zusammenhängendes System von Canälen und Höhlen, welches durch die Spaltöffnungen nach aussen mündet".

Somit sind wir bei dem gegenwärtigen Standpunkte der Lehre von den luftführenden Räumen angelangt. Wenn wir auch sagen können, dass die Hauptwahrheiten in ihren Umrissen bekannt sind, so erwartet diese Lehre, besonders aber der physiologische Theil derselben, ihre vollkommene Ausbildung von der Zukunft.

In den meisten Geweben des Pflanzenkörpers sind die Zellen nicht fest an einander geschlossen, sondern lassen an den Ecken einen mehr oder minder grossen Raum, der als "Intercellularraum" schon lange bekannt ist. Indem sich nun derselbe oft bedeutend vergrössert und verschiedenen Secreten zur Bewahrung dient, wird er Secretionsbehälter genannt; in soferne jedoch die Ausscheidung gasförmig ist, werden dergleichen Zwischenzellenräume luftführend, und erlangen grössere Dimensionen als in dem ersten Falle, und zwar in dem Masse, dass das Volum derselben das der Pflanzensubstanz nicht selten übertrifft. Je nachdem nun diese Luftabschneidung an einer oder mehreren selbst wieder verschieden gelagerten Stellen vor sich geht, entstehen diese mannigfachen Formen von luftführenden Räumen, die oft äusserst regelmässig geordnet sind, oft aber in Regellosigkeit die verschiedenen Organe der Pflanzen durchziehen.

Die Luftführenden Räume in den Pflanzen sind also nichts weiter als Höhlungen, die durch Auseinandertreten oder durch Zerreissen der Zellen entstehen, also stets von den Wänden der Nachbarzellen begrenzt werden, und daher keine eigenen Wandungen besitzen. Ihrer Form nach sehr verschieden, bilden sie oft Höhlungen, die nach allen Dimensionen gleich entwickelt sind, nicht minder häufig jedoch erscheinen sie in die Länge gestreckt, und durchziehen dann ganze Organe der Pflanze, wobei sie häufig durch quergestellte, aus einer oder mehreren Zelllagen gebildete Wände — Querscheidewände — (deren ich weiter unten ausführlicher gedenken will) in Fächer getheilt werden, welche, wenn jene durchbrochen sind, unter sich in

338 Lei(geh.

offener Verbindung stehen, wenn sie aber einen dichten Verschluss bilden, von einander getrennt sind, was jedoch immer nach einem bestimmten Gesetze geschieht, und immer vom ganzen Baue des die Luftwege enthaltenden Organes abhängig ist.

Hauptformen der Luftwege.

Wenn man die verschiedenen Formen von luftführenden Räumen in bestimmte Gruppen zu sondern sucht, und als Unterscheidungsund Trennungsmerkmal ihre Entstehungsweise annimmt, so stösst
man oft auf Hindernisse; denn man findet so manche Bildung von
Luftwegen, welcher weder die eine noch die andere Definition
Genüge leistet. Es sind Übergangs- und Vermittelungsformen, an
welchen die Natur so überreich ist, die dem ordnenden Verstande
des Menschen in seinen Bemühungen immer in den Weg treten und
ihn erinnern, dass die Formverschiedenheit schrittweise aus einer
allgemeinen Gleichheit hervorgegangen.

Theilen wir nach dem Vorgange von Meyen 1) alle luftführenden Räume der Pflanzen nach ihrer Entstehungsweise ein, so unterscheiden wir:

- 1. Luftgänge, d. i. solche Höhlungen, die durch regelmässiges Auseinandertreten der Zellen entstehen; und
- 2. Luftlücken, d. i. solche Höhlungen, die durch Zerreissen des Zellgewebes sich bilden.

Luftgänge.

Die erste Andeutung zur Bildung dieser durch Auseinandertreten der Zellen entstehenden Höhlungen, sehen wir in fast jedem Parenchym dadurch gegeben, dass die Zellen sich an ihren Ecken nicht fest an einander schliessen, daher durch den ganzen betreffenden Pflanzentheil ein nach allen Seiten verzweigtes System von Canälen gebildet wird. Bei anderen Pflanzen finden wir dagegen die Längenrichtung der luftführenden Räume weit über die anderen Richtungen überwiegend, zugleich aber auch der Längenausdehnung des Pflanzenorganes parallel verlaufend. Solche Intercellulargänge nenne ich höhlenartige Luftwege. Diese Form von luftführenden Räumen ist in den meisten Geweben des Pflanzenkörpers vorhanden, wo sie sich oft blos auf die nur mit ziemlich bedeutenden Vergrösserungen

¹⁾ Phytotomie, pag. 193.

sichtbaren Intercellularräume beschränkt. In vielen Fällen jedoch dehnen sich diese zu bedeutenden Höhlungen aus, die wohl ihre grösste Entwickelung im Blatte von *Pistia te.veusis* erreichen, indem selbe an Volum bedeutend die Blattsubstanz übertreffen, so zwar, dass nach Unger¹) in 1000 Volumtheilen der Pflanze 713 Volumtheile Luft enthalten sind.

Die in den Blättern dieser Pflanze auftretenden Luftwege sind von Höhlungen gebildet, welche scheinbar unter sich in keiner Verbindung stehen, indem sie durch eine, meist nur aus einer Zellreihe gebildete Wand getrennt sind, die da. wo die Zellen fest an einander geschlossen sind, auch in der That einen festen Abschluss bildet. Nichtsdestoweniger zeigt eine genaue und vielseitige Betrachtung, dass einige, besonders aber jene Wände, welche senkrecht auf der Längenaxe des Blattes stehen, deutliche Intercellularräume zeigen, und so siehförmig durchlöchert erscheinen (Fig. 1). Diese Intercellularräume treten besonders gross an jenen Stellen auf, wo eine krystallführende Zelle quer in die Wand eingeschoben ist.

Während diese Höhlungen in der Spreite des Blattes eine fast kubische Form besitzen, erscheinen sie in dem Blattstiele in die Länge gestreckt, von Stelle zu Stelle durch Querscheidewände unterbrochen und anfangs noch einzeln oder zu zweien zwischen den seitlichen Gefässbündeln gelegen. Je mehr der Blattstiel nun in die Fläche des Blattes übergeht, desto mehr vergrössern und zertheilen sich diese Canäle, die Querscheidewände treten in kürzeren Abständen auf, und die Lufteanäle erhalten die Form von Höhlungen, die endlich das ganze Blatt ausfüllen.

Zu dieser Art von luftführenden Räumen, den höhlenartigen Luftwegen (Lufthöhlen nach Unger), gehören auch die im Diachym der Blätter und dem Merenchym der verschiedenen Organe auftretenden, mehr oder minder regelmässig geformten und gestellten Lufträume, wie z.B. die unmittelbar unter den Spaltöffnungen gelegenen; wohl auch die Luftblasen der Tange, obwohl nicht zu leugnen ist. dass in allen diesen Fällen öfters in der That eine theilweise Zerreissung eintreten kann. — Kützing²) sagt, dass die Luftblasen der Tange ihre Entstehung einem mechanischen Auseinandertreten

Beiträge zur Physiologie der Pflanzen. Sifzb. d. k. Akad. d. Wissenschaften Jahrg. 1834, Bd. XII, pag. 367.

²) Phycologia generalis, pag. 89, §. 118, Tah. 33, Fig. 7 d, d und Tab. 37, III, Fig. 1 d.

340 Leitgeb.

und Auseinandertreiben der Zellschichten durch allmähliches Ansammeln von Luft zu verdanken haben, gibt jedoch zu, dass zufällig auch ein Zerreissen eintreten könne, was von Meyen¹) als alleinige Bildungweise der Höhlen in den Fucus- und Sargassum-Arten angenommen wurde.

Die zweite, von der ehen besprochenen wohl nur der Gestalt nach verschiedene Art von Lufträumen bilden die Luftcanäle, d. i. solche Luftwege, die durch Auseinandertreten der Zellen entstehen und deren Verlauf ein canalartiger ist (Meyen). Der Canal ist also nie mit Zellgewebe erfüllt und die Wände der ihn bildenden Zellen sind immer glatt.

Sie durchziehen entweder ganze Pflanzentheile und sind dann an gewissen Stellen durch Querscheidewände unterbrochen, oder, was häufiger auftritt, sie endigen blind im Pflanzengewebe. Beispiele der ersten Art geben uns die Stengel von Hippuris vulgaris, Nymphaea- und Nuphar-Arten und Lysimachia thyrsiflora. Die zweite Form finden wir in den Blättern von Iris (mit den später zu betrachtenden "canalartigen Luftlücken" abwechselnd, und diese umstellend), wie in vielen anderen Land- und Wasserpflanzen.

Wenn man bei Hippuris vulgaris durch die Vegetationsspitze einen Längsschnitt führt, so ersieht man daraus auf den ersten Blick die Art der Entstehung der luftführenden Räume, indem in der äussersten Spitze die Luftcanäle schon in derselbeu Form wie weiter unten erscheinen, und zwar als äusserst kleine, in die Länge gestreckte Intercellularräume, welche immer grösser werden und allmählich in die Luftcanäle übergehen

Meyen²) nimmt zwar bei der eben besprochenen Pflanze die Lufteanäle als durch Zerreissen des Zellgewebes entstanden au, und behauptet zugleich, dass sie "für die ganze Lebensdauer der Pflanze die zerrissenen Zellen an ihren Wänden aufzuweisen haben". Ieh habe oft und zu verschiedenen Zeiten in verschiedenen Stadien selbe untersucht, habe aber diese Überbleibsel der zerrissenen Zellen nie beobachtet. Allerdings spielt diese von Meyen auch für Hippuris angenommene Entstehungsweise der luftführenden Räume bei Equisetum (palustre etc.) eine grosse Rolle, welche beide Pflanzen Meyen der Entstehung der Luftwege nach zusammenstellt.

¹⁾ Phytotomie, pag. 207.

²⁾ Neues System der Pflanzenphysiologie. P. I, pag. 314.

Hieher gehören auch die Luftwege von Nymphaea 1) für welche schon Rudolphi2) die Auseinandertretung der Zellen als Bildungsursache angegeben hatte; welche Ansicht jedoch von anderen Anatomen, wie Mirhel3) und Schleiden4), bestritten wurde, welche behaupteten, diese Luftwege wären Folge einer Zerreissung des Zellgewebes. Wenn man von einer Blattknospe Querschnitte macht, und diese vom Ursprunge des Blattstieles aus verfolgt, so bemerkt man zuerst vier in der Mitte gelegene Gefässbündel, zwischen welchen sich ein schwammförmiges Zellgewebe gebildet hat. Gleich oberhalb desselben nimmt der Luftcanal seinen Anfang. So bilden sich die auf jedem Querschnitte des Blattstieles immer sehr leicht zu unterscheidenden vier grössten um den Mittelpunkt gelegenen Canäle, und die äusseren folgen auf ähnliche Weisenach. Dass man hier aber schwammförmiges Gewebe findet, berechtigt noch durchaus nicht zu behaupten, dass erst durch die Zerreissung desselben der Luftcanal sich bilde, denn dieses Gewebe geht keine Umwandlung ein, und bleibt immer an dieser Stelle, gleichsam die Verbindung zwischen den Lufteanälen und den Intercellulargängen des Rhizoms vermittelnd.

Wie wir schon früher bei *Pistia te.vensis* die Bildung von Querscheidewänden, welche sich im Blattstiele als solche in der That kund gaben, beobachtet haben, so treten auch bei diesen, nur mehr in die Länge gestreckten Canälen in bestimmten Entfernungen Querscheidewände auf, welche sich entweder an beliebigen Stellen in den Lufteanälen, wie z. B. bei *Calla* und *Nymphaea* (bei letzterer Pflanze nur an der Übergangsstelle des Blattstieles in die Spreite), oder nur in den Knoten, wie z. B. bei *Hippuris*, bilden.

Wie schon oben gesagt, verlieren sich viele Lufteanäle mit ihren Enden im Pflanzengewebe, ohne durch Querscheidewände in Kammern getheilt zu werden. Dies finden wir auch bei den Luft-canälen der Wurzelfasern von Pistia texensis, die kreisförmig den centralen Gefässbündel umstellen (Fig. 2 b), und die wohl durchaus keine andere Erklärung ihrer Entstehung zulassen, als die durch

¹⁾ Nach Agardh soll bereits Tournefort die Luftean\u00e4le von Nymphaea alba (in Hist. d. Pacad. des scienc. 1692, einem Werke, das mir nicht zug\u00e4nglich war) beschrieben haben.

²⁾ Anatomie der Pflanzen, pag. 196.

³⁾ Histoire nat, de pl. Chap. V. Des lacunes, pag. 73-79.

⁴⁾ Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. 3. Aufl. P. 1, pag. 249.

342 Leitgeh.

Auseinandertreten der Zellen. Man kann sie sehr leicht bis zu ihrer Entwickelung aus engen Intercellularräumen zurück verfolgen. Bei noch dünnen Wurzelfasern sind sie in ihren Dimensionen nicht von den umliegenden Zellen verschieden und die die Längsscheidewände bildenden Zellen sind ganz gleichmässig entwickelt. Bei älteren Fasern werden die Querdurchmesser der Canäle, die noch immer in derselben Anzahl vorhanden sind, immer grösser, ohne dass sich die die Längsscheidewände bildenden Zellen vermehren; daher müssen sich diese in die Breite strecken, wie Fig. 3 zeigt. Ausserdem finden wir innerhalb dieses Kreises von Luftcanälen noch einen zweiten. öfter sogar einen dritten (Fig. 2 a), die man sicher als in der Bildung zurückgeblieben bezeichnen kann. Sie erscheinen auf dem Querschnitte in Form von schr kleinen, äusserst regelmässig gestellten Intercellularräumen, der Längsschnitt jedoch lehrt, dass sie sich bedeutend in die Länge ausdehnen, oft im Zellgewebe verlieren, um bald darauf wieder aufzutreten.

Oft geschieht es, dass die Zellen, welche die Luft ausscheiden, so fest an einander haften, dass sie die Verbindung unter sich nicht aufgeben können, sie müssen also dem auf sie einwirkenden Zuge, der durch die Vermehrung des umliegenden Zellgewebes gebildet wird, wie auch dem Drucke der ausgeschiedenen Luft nachgeben, und werden, durch ihr Wachsthum unterstützt, in die verschiedensten Richtungen ausgezogen, wodurch ihnen zugleich die Art und Richtung der Vergrösserung vorgezeichnet wird. So bilden sich Fortsätze und Ausbuchtungen, wodurch die Zellen häufig ein sternförmiges Ansehen erhalten und, indem natürlich ihre Schenkel an einander stossen, dem Durchstreichen der Luft den grösstmöglichsten Spielraum gewähren. Durch diese Bildung wird in der Mitte eines Gewebes eine canalartig verlaufende Partie sternförmigen oder schwammförmigen Zellgewebes gebildet. Es entsteht dadurch ein mit Zellgewebe angefüllter Lufteanal, welche Form ich nach Unger unter dem Namen der eigentlichen Luftgänge zusammenfasse. Sie sind also solche luftführende Räume, die durch Auseinandertreten der Zellen entstehen, deren Canal jedoch zeitlebens mit Zellgewebe erfüllt, übrigens wie die Lufteanäle stellenweise von Querscheidewänden unterbrochen ist.

Diese Bildung finden wir in den Blattstielen der Canna-Arten, welche ihrer ganzen Länge nach von solchen Luftgängen durchzogen

sind, und von denen je einer zwischen zwei seitlichen Gefässbündeln liegt. Das die Gänge ausfüllende Gewebe ist aus vielfach verzweigten und ausgebuchteten Zellen gehildet, daher deren Schenkel durchaus nicht regelmässig geordnet erscheinen, und nach den verschiedensten Richtungen, besonders aber der Längenerstreckung des Luftganges parallel, verlängert sind.

Sehr selten findet man einen solchen Schenkel in den leeren Raum hineinragen, sondern meist stösst jeder an einen der benachbarten Zelle, und wo immer man auch einen freien Schenkel findet, ist eine Zerreissung oder Lostrennung, die auch im regelmässigsten Falle manchmal eintreten, besonders aber durch den Schnitt selbst sehr leicht herbeigeführt werden kann, die Ursache.

In der Nähe einer Ouerscheidewand, die, wie wir später sehen werden, fast bei allen Pflanzen, hier jedoch immer durch den Übertritt eines Gefässbündelzweiges bedingt wird, werden diese Zellfortsätze kleiner, und die Zellen gehen allmählich in eine mehr oder minder regelmässige Form über (Fig. 4). Am Grunde des Blattstieles kann man die ersten Stadien der Entwickelung dieser Zellen genau verfolgen: An der Stelle, wo sich in der Folge der Luftgang bildet, bemerkt man ein mehr oder minder regelmässiges Merenchym, dessen Intercellularräume fortwährend an Grösse zunehmen. Anstatt dass nun, wie bei den Lufteanälen es geschieht, die Zellen ihre gegenscitige Verbindung aufgeben und sich immer weiter von einander trennen, oder, wie in den später zu betrachtenden Fällen, dem auf sie ausgeübten Drucke und Zuge nachzugeben unvermögend, zerreissen, schen wir hier gerade den Übergang zwischen beiden Formen, indem die Zellen an gewissen Stellen fest an einander haften, der an den Ecken der Zellen vorhandene Intercellularraum sich erweitert und die Zellen Schenkel erhalten, die um so mehr an Grösse zunehmen, als der frühere Zellkürper verschwindet (Fig. 5). Dies geschicht grösstentheils durch den Zug, welchen die sich fortwährend vergrössernden Zellmassen ausüben, der natürlich durch die ringsum gestellten Gefässbundel vermehrt wird, theilweise aber auch durch den Druck der ausgeschiedenen Luft, welcher sieh in dem fortwährend sich verkleinernden Zellkörper kundgibt.

Schon in der Art der Luftausscheidung unterscheiden sich die Luftgänge wesentlich von den Luftcanälen. Während bei letzteren die Zellen nur nach einer Seite hin Luft ausscheiden, also an allen übrigen Stellen mit den anliegenden Zellen in Verbindung bleiben, beginnt bei ersteren jede Zelle die Luftabscheidung nach verschiedenen Seiten, und trägt so selbst zur Entstehung ihrer Form bei.

Zum Belege, dass die Zellen nicht blos in Folge örtlich gesteigerter Ernährung und Bildung ihre Schenkel treiben, mag wohl auch der Umstand dienen, dass wir eigentlich keine scharfe Begrenzung des Luftganges unterscheiden können, indem die Schenkel in der Mitte desselben am grössten sind, nach aussen jedoch an Grösse abnehmen, was wir auch bei Querscheidewänden fast immer beobachten können.

Es ist wohl mehr als wahrscheinlich, dass die Zellen, nachdem ihnen einmal die Richtung ihres Wachsthums angedentet ist, ihre Schenkel, deren Zahl ganz von der Anzahl der ursprünglichen Berührungspunkte mit den umliegenden Zellen abhängig ist, selbstständig weiter vergrössern, und so mit der Ausdehnung der umgebenden Zellmassen gleichen Schritt halten. Wir sehen auch, dass die Schenkel in jener Richtung, welche der Längenerstreckung des Luftcanales entspricht, um vieles länger sind, als die querliegenden, in welcher Richtung die Vergrösserung nicht so bedeutend fortschreitet.

Wenn man von dem oben beschriebenen Anfange der Gangbildung an, diesen schrittweise bis zu seiner vollkommenen Gestalt verfolgt, so findet man bei den denselben ausfüllenden Zellen alle Übergänge von der runden bis zur gebuchteten Form, indem die anfangs kaum zu bemerkenden Schenkel sich fortwährend verlängern.

Ich will durchaus nicht in Abrede stellen, dass in vielen Fällen und theilweise auch hier in den plastischen Lebensvorgängen der Zelle selbst der Grund dieser Zellformen zu suchen ist, aber gewiss ist diese hier eben beschriebene Art der Bildung sehr wesentlich und vielfach modificirend einwirkend. Allein nur in dem Umstande, dass die Zellen lebend bleiben und so allmählich den auf sie einwirkenden Kräften nachgeben können, hat diese Bildung ihren Grund, und nur durch ein früheres Absterben der Zellen ist ein späteres Zerreissen derselben möglich.

Luftlücken.

Wie sehon ohen gesagt wurde, werden so jene Formen luftführender Räume benannt, die durch Zerreissen des Zellgewebes sich bilden. Während bei allen jenen Luftwegen, welche ich unter den Namen von Luftgängen zusammengefasst habe, ihre Bildung in verhältnissmässig früher Zeit, noch vor der vollkommenen Entwickelung des sie enthaltenden Organes vor sich geht, finden wir hier die Bildung dieser durch Zerreissen des Zellgewebes entstandenen Höhlungen in vielen Fällen erst in den späteren Stadien des sich entwickelnden Organes auftreten. Wir sehen Formen, die in ihrem Jugendzustande eine grosse Ähnlichkeit mit den zuletzt behandelten Luftgängen bei Canna haben, ja in der That den Übergang zu den Luftlücken bilden, indem wir bemerken, dass die Zerreissung nur theilweise und mit dem Alter der Pflanze fortschreitend vor sich geht, so zwar, dass selbst im späten Alter derselben die Zellen öfters den Lufteanal zum grossen Theile noch ausfüllen.

So finden wir den Canal eines jungen Stengels von Juncus conglomeratus vollständig mit sternförmigem Zellgewebe erfüllt, und man
könnte diese Bildung mit der bei Canna für gleichbedeutend halten,
da die Sternform der Zellen hier aus denselben Ursachen wie dort
entstanden ist. Doch liegt ein bemerkenswerther Unterschied darin,
dass wir in allen diesen Fällen in den späteren Stadien des Pflanzenlebens eine wenigstens theilweise Zerreissung des sternförmigen
Zellgewebes immer eintreten sehen. Es wird hier also dies zur
Regel, während wir es bei den früheren Formen als Ausnahmsfall manchesmal finden, doch immer so vereinzelt, dass es auf
den physiognomischen Charakter des Luftganges durchaus keinen
Einfluss ausübt. Aus allen diesen Gründen stellte ich diese Bildung zu
den Luftlücken, während sie eigentlich den Übergang zwischen den
Luftgängen und diesen bildet.

Ebenso finden wir die Canäle des Blattes von Cladium germanicum je nach dem Alter dieses Organes mit mehr oder weniger Zellgewebe erfüllt, das aus äusserst dünnwandigen und natürlich inhaltslosen Zellen besteht (Fig. 6). Bei jungen Blättern lässt sich die Bildung dieses Gewebes leicht verfolgen. Bevor man noch in den später absterbenden, den Canalausfüllenden, Zellen eine Veränderung weder ihres Inhaltes noch ihrer Form wahrnehmen kann, lässt sich die künftige Begrenzung des Canales in einer schwachen Contour erkennen, welche dadurch gebildet wird, dass diese Zellen auffallend grösser sind, als die umliegenden. Bald darauf verschwindet aus ihnen der Inhalt, indem sie sich zu gleicher Zeit theilweise aus ihrer innigen

Verbindung trennen, während die umliegenden Zellen sich enger an einander schliessen, und reichlich mit Chlorophyll gefüllt erscheinen. Bei fortschreitendem Wachsthume der Pflanze, und namentlich bei schon etwas vorgerücktem Alter tritt eine Zerreissung dieser Zellen ein; daher also immer der Canal mit zerrissenem Zellgewebe erfüllt erscheint, das namentlich an Querscheidewänden sich in grösseren Partien erhält.

Während also bei Juneus conglomeratus die Vergrösserung des nach aussen gelegenen Zellgewebes sehr rasch vor sieh geht, die in der Mitte gelegenen Zellen jedoch noch in so weit lebensfähig bleiben, um sich sternförmig auszubilden, und erst dann die Zerreissung erfolgt, finden wir bei Cladium germanicum, dass die Vergrösserung sehon nicht mehr so rasch erfolgt, und die nach innen gelegenen Zellen sehon früher absterben, als der durch die Vermehrung des nach aussen gelegenen Zellgewebes hervorgebrachte Zug zu wirken beginnt.

Die hier beschriebene Art der Lückenbildung wiederholt sich mit geringen Modificationen bei allen der Entstehung ihrer Luftwege nach hieher gehörigen Pflanzen. Es tritt jedoch sehr häufig der Fall ein, dass in einer solchen Luftlücke sehr wenig Spuren der zerrissenen Zellen zu finden sind, was immer dann geschieht, wenn die Zerreissung schon sehr früh vor sich geht und die den Canal begrenzenden Zellen sich noch bedeutend vermehren und vergrössern. Dies finden wir namentlich in den hohlen Stengeln vieler Pflanzen.

Obwohl nicht minder formenreich als die Luftgänge, glaube ich doch die Luftlücken in zwei wesentlich verschiedene Gruppen sondern zu können. Man findet sie nämlich in dem einen Falle durch mehr oder weniger, die Communication durchaus nicht beeinträchtigende Querscheidewände in Fächer getheilt, wobei also die Möglichkeit des Durchstreichens der Luft vorhanden ist; in dem andern hingegen entweder als Höhlen einzeln im Pflanzengewebe vertheilt, oder, falls die Höhlungen über einander gestellt und in die Länge gestreckt sind, durch solche Querscheidewände getrennt, welche einen vollständigen Verschluss bilden, wodurch also das Übertreten der Luft aus der einen Höhle in die andere vollständig unmöglich gemacht ist.

Die erste Art, welche, wie schon oben gezeigt wurde, theilweise an die eigentlichen Luftgänge augrenzt, nenne ich eanalartige Luftlücken. Zu diesen gehören die oben beschriebenen Formen von Cladium und Juncus, wie überhaupt die meisten Luftwege in den Blättern monokotyler Pflanzen, wie z. B. Iris Pseudacorus etc., ausserdem treten sie nicht selten in den Stengeln derselben Pflanzenabtheilung auf, wie ich auch die Querscheidewände von Equisetum palustre aus sternförmigem Gewebe gehildet fand, daher ich die Luftwege dieser Pflanze unter diese Abtheilung einreihe.

Die Bildung eines solchen Canales geschieht, wie schon oben gesagt, in der Regel in den späteren Stadien des Pflanzenwachsthums, obwohl auch Fälle vorkommen, wo die Zerreissung der Zellen sehr früh vor sieh geht. Immer jedoch sind die Spuren des zerrissenen Zellgewebes, und besonders häufig an den Querscheidewänden zu finden.

Die zweite Form der Luftlücken, welche ich unter dem Namen der eigentlichen Luftlücken zusammenfasse, umfasst solche Höhlungen, welche, wie schon erwähnt, bei derselben Pflanze nie unter sich in einer siehtbaren und offenen Verbindung stehen, seien sie nun durch grössere Parenchymmassen oder nur durch einfache Querwände von einander getrennt. Sie finden sich meist in die Länge gestreckt, wie sie in den hohlen Stengeln von Umbelliferen und Compositen auftreten, nicht minder häufig jedoch bilden sie im Pflanzengewebe vereinzelt stehende höhlenartige Räume, welche Art der Bildung auf keine Pflanzenfamilie beschränkt ist.

Die nach Meyen¹) hieher gehörigen Lufthöhlen in den Fucusund Sargassum-Arten verdanken, wie sehon oben erwähnt wurde, nach Kützing²) ihre Entstehung dem Auseinandertreten der Zellen, mit öfters zufällig eintretender Zerreissung derselben. Ich war nicht in der Lage, selbe selbst untersuchen zu können, doch scheint Kützing's Ansicht die richtigere zu sein.

Noch muss ich zweier Bildungen gedenken, die Meyen ³) als Anhang dem Capitel über "Luftcanäle" angeschlossen hat:

Die nach ihm im Holze von *Quercus*-Arten vorkommenden Canäle, welche mit Zellgewebe ausgefüllt sind, haben durch spätere Untersuchungen 4) ihre richtige Deutung erhalten, und sind dadurch

¹⁾ Über die neuesten Forschungen d. Anat. u. Phys. d. Gew. pag. 158.

²⁾ Phycologia generalis, pag. 89, §. 118.

³⁾ Phytotomie, pag. 209.

⁴⁾ Ungenann'er: Über zellige Ausfültungen der Gefässe, Bot, Zlg. 1845, pag. 223 und Schleiden: Grundzüge P. 1, pag. 219.

schon von den "Luftwegen" ausgeschlossen, indem sie nichts weiter als Spiralgefässe sind, die durch stellenweise Wucherung der dieselben begrenzenden Zellen mit Zellgewebe ausgefüllt erscheinen.

In den Schuppen der unterirdischen Theile von Lathraea Squamaria kommen zahlreiche Höhlungen vor, die an ihren Wandungen dieht mit Drüsen besetzt sind. Diese Höhlungen stehen alle unter sich in Verbindung, was man, da sie einen sehr gewundenen Verlauf haben, erst aus der Vergleichung und Zusammenstellung vieler Schnitte erkennen kann. Jeder senkrecht auf die Blattfläche geführte Längsschnitt zeigt, dass diese in viele Fächer getheilte Höhle am Grunde der Schuppe einen Ausführungsgang hat 1), dessen Vorhandensein schon diese Bildung von meiner Abhandlung ausschliesst.

Querscheidewände.

Nachdem ich so die verschiedenen Arten von luftführenden Räumen ziemlich genau charakterisirt zu haben glaube, gehe ich nun zur specielleren Betrachtung derselben über und beginne mit den Querscheidewänden. Dass ich diese nicht früher bei jeder Art der Lufträume in ihrer Eigenthümlichkeit behandelt habe, hat darin seinen Grund, um hier in allgemeiner Auffassung derselben desto leichter eine vergleichende Zusammenstellung treffen zu können.

Wenn man die Querwände in den verschiedenen Arten von Lufträumen untersucht, so wird man als die Endglieder einer fortlaufenden Entwickelungsreihe die Formen ansehen müssen, wo das eine Mal die Querwand aus einer oder mehreren über einander gelagerten Schichten parenchymatischer Zellen gebildet ist, das andere Mal hingegen die Sternform in so entwickeltem Masse auftritt, dass das Volum der Intercellularräume das der sie bildenden Zellen weit übertrifft, welche Bildung das möglichst ungehinderte Durchstreichen der Luft ermöglicht, während dies durch jene Art der Form und Gruppirung der Zellen vollkommen verhindert wird. Letzteres finden wir in den immer in den Knoten gelegenen Querscheidewänden von Umbelliferen etc., wo die Lagerung der Gefässbündel die in der Mitte gelegenen Zellen vor Zerreissung schützt, welche durch das ganze Internodium erfolgt. Ungleich häufiger jedoch

Bowmann, On the Parasitical Connection of Lathraea squamwria etc. Transactions of the Linn, societ. Vol. XVI, pag. 399.

tritt der zuerst genannte Fall ein, dass nämlich die Zellen der Scheidewände so gebildet sind, dass eine Communication der einzelnen Abtheilungen des Canales unter sich mehr oder minder vollkommen bewerkstelligt wird.

Bei Pistia texensis, in welcher Ptlanze, wie oben gezeigt wurde, die Lufthöhlen durch Auseinandertreten der Zellen entstehen, sehen wir die Scheidewände aus einer einzigen Schicht parenchymatischer Zellen gebildet, welche an ihren Ecken kleine Intercellularräume lassen, die, da nur eine Zelllage vorhanden ist, hinreichen, ein freies Durchstreichen der Luft möglich zu machen (Fig. 1).

Diese hier meist sehr kleinen und unscheinbaren Intercellularräume sehen wir bei anderen Pflanzen im entwickelteren Masse
auftreten, was zum Beispiele bei Iris Pseudacorus der Fall ist, wo
man an den einzelnen Zellen schon kleine, gegen den Zellkörper fast
verschwindende Schenkel bemerkt. Sehon grösser erscheinen dieselben bei Hippuris vulgaris, und erreichen endlich bei Cladium
germanicum, Equisetum palustre, und den verschiedenen JuncusArten eine bedeutende Länge.

Wie man zwischen diesen beiden Extremen alle nur möglichen Übergänge findet, so macht auch jede einzelne Zelle bis zur vollendeten Entwickelung der Sternform denselben fortschreitenden Bildungsgang durch. Man findet selbe nämlich in der ersten Anlage von den anderen umliegenden Zellen durchaus nicht verschieden. Bald jedoch kann man das Auftreten deutlicher Intercellularräume beobachten, die endlich so an Ausdehnung zunchmen, dass die Zellen nur mehr mit Schenkeln zusammenhängen, die meist nach allen Richtungen auslaufen, seltener in eine Ebene zu liegen kommen, in welchem Falle die Scheidewände sehr dünn erscheinen. Bei diesem Bildungsvorgange von sternförmigen Zellen sind wohl dieselben Kräfte thätig, welche bei Canna etc. das den Luftgang ausfüllende Gewebe bilden.

Die Scheidewände im Allgemeinen sind entweder blos aus einer Zellreihe gebildet, wie zum Beispiele bei *Pistia texensis*, *Vallisneria spiralis* und *Pontederia cordata*, oder, was viel häufiger ist, sie bestehen aus mehreren Zelllagen, wie wir es in den meisten Luftgängen und canalartigen Luftlücken beobachten können. Eine bedeutende Dicke jedoch erlangen sie nur in den hohlen Stengeln der versehiedenen Pflanzenfamilien.

350 Leitgeb.

Das Auftreten dieser Scheidewände ist entweder — wenigstens scheinbar - blos zufällig, was zum grossen Theile bei den "Luftcanälen" der Fall ist, oder ihr Vorhandensein ist von der Abzweigung und dem Übertritt eines Gefässbündels zu einem seitlich gelegenen abhängig, welcher Fall bei den "Luftgängen" und "canalartigen Luftlücken" immer eintritt. - Es wäre auch kein Grund vorhanden. warum bei Canna zum Beispiele gerade an gewissen Stellen das Zellgewehe dem nach aussen wirkenden Zuge mehr Widerstand leisten, warum hier die streckende Kraft weniger stark wirken, oder warum zum Beispiele bei Iris und Cladium die Zerreissung des Zellgewebes gerade an diesen Stellen nicht eintreten soll. So aber finden wir in der Mitte einer jeden solchen Querscheidewand einen Gefässbündelzweig, mit meist einem, seltener zwei Spiralgefässen, verlaufen, der von einem Gefässbindel abzweigt, quer durch die Scheidewand verläuft, und sich auf der andern Seite des Lufteanales mit dem zunächst gelegenen vereinigt, wohei öfters eine Anastomose der Spiralgefässe eintritt. So bildet dieser Gefässhundel die Stütze, an welcher die umliegenden Zellen, ohne durch einen nach aussen gerichteten Zug stark berührt zu werden, sich anheften, und zugleich das Band, welches durch diese Umsehliessung den Zug nach aussen mildert und theilweise aufhebt. In solchen Fällen findet man auch die Scheidewände immer etwas schief gestellt und in regelmässigen Abständen auftreten, während bei jenen Arten, wo die Scheidewände nicht durch den Übertritt eines Gefässbündels bedingt werden, diese Regelmässigkeit seltener erscheint.

Wie sehr diese Einrichtung zur Stärke und Danerhaftigkeit der betreffenden Pflanzentheile beiträgt, ist nicht zu verkennen. So finden wir denn auch bei *Phormium tenax*, diesem natürlichen Seile, in den Querscheidewänden ein massenhaftes Auftreten und vielfaches Verschlingen des Gefässbündels.

Meist ist man nicht im Stande, aus der Stellung der Querscheidewände eine bestimmte Gesetzmässigkeit und Ordnung herauszufinden. — Es tritt aber öfters und zum Beispiele auch bei Cyperus Papyrus der Fall ein, dass die Zahl der im Stengel auftretenden Gefässbündel weit hinter der der Lufteanäle zurückbleibt, welchem Mangel bei der Bildung von Querscheidewänden dadurch abgeholfen wird, dass ein Gefässbündelzweig quer durch mehrere Canäle hindurchtritt, wodurch dann jene regelmässiger geordnet und in einer Ebene liegend erscheinen. Auch findet man nicht selten dass der Gefässbündel nicht wirklich durch den Canal übertritt, sondern seitlich verläuft, und um den Canal einen Kreis beschreibt, wie es zum Beispiele bei vielen Cyperus-Arten der Fall ist.

Noch muss ich hier einer Bildung gedenken, die, so überraschend in ihrem Auftreten, durchaus nicht näher erforscht ist und deren Entstehungsursache noch ganz im Dunkeln liegt; ich meine das Auftreten von krystallführenden Zellen in den Querscheidewänden mehrerer Pflanzen, wie z. B. bei Pistia, Pontederia cordaia, Vallisneria spiralis etc. Hier findet man nämlich in den aus einer Zellreihe gebildeten Querscheidewänden solche mit Krystallen gefüllte Zellen, die sehon durch die an beiden Enden mehr oder minder zugespitzte Form, wie durch ihre die übrigen Zellen übertreffende Länge ausgezeichnet, noch ausserdem so gestellt sind, dass ihre beiden, wie schon oben gesagt, zugespitzten Enden in beide Abtheilungen des Luftcanales hineinragen. Da diese Zellen meist von cylindrischer Form sind, so findet man um sie die grössten Intercellularräume. Bei Pistia terensis sind sie sehon früher als die Lufträume vorhanden, und man kann beobachten, dass wo immer ein solcher sich bildet, ringsum mehrere solcher Krystallzellen gelegen sind, von welchen also die Bildung des Canales abhängig zu sein scheint.

Indess ist ihr Auftreten durchaus nicht auf die Querscheidewände, ihre Form nicht auf die oben beschriebene beschränkt, indem wir auch in den Seitenwandungen der Canäle sehr häufig solche krystallführende Zellen treffen, welehe, wenn ihre Gestalt die oben beschriebene ist, mit dem einen Ende in die Höhlung des Canales hineinragen, oder, wenn ihre Form sich von der der umliegenden Zellen nicht unterscheidet, ganz in dieselben eingebettet erscheinen.

Grössenverhältnisse der Luftwege.

Unter den beiden grossen Hauptabtheilungen der Lufträume stehen hinsichtlich der Grössenverhältnisse die Luftgänge weit hinter den Luftlücken zurück. Der Querdurchmesser der letzteren nämlich erreicht nicht selten mehrere Linien, während bei den ersteren die Weite einer Linie selten überschritten wird, und nur bei Musa paradisiaca Linn. erreicht er 2 Linien, während er bei anderen Pflanzen, z. B. Juncus conglomeratus, im äusseren Kreise, auf ½ und ½ Lin. herabsinkt. Als unterste Grenze muss man die Grösse von eigentlichen

Intercellularräumen annehmen, von denen sich die wahren Luftcanäle so nur dem Grade nach unterscheiden.

In einer nicht zu verkennenden Beziehung steht die Weite des Luftraumes mit dem mehr oder minder häufigen Auftreten von Querscheidewänden, wie aus folgender Tabelle zu entnehmen ist, die sich aus einer grösseren Anzahl von Messungen ergab.

	Unter-	Mittl	erer			
Namen der Pflanzen	suchter Theil der	Quer-	Längen-	Bemerkung.		
	Pflanzen	Durehme Luftra				
Juneus conglome-		in Li	nien			
ratus Lin	Stengel	1/12	1	Bei dieser Pflanze ist um den		
Cyperus flabelli-				centralen grossen Luft-		
formis Rotth	D1 44 41 1	1 10	5	raum ein Kreissehr klei-		
Canna speciosa	Blattstiel	1/10 1/3	5 3	ner Canäle gelegen, von denen einer gemessen		
Menyanthes trifo-	>>	/3	•	wurde.		
liata Lin	Rhizom	1/6	$2^{1}/_{2}$			
Equisetum palustre	G4 1			D: M		
Lin	Stengel	1 5	8	Die Messung wurde bei einem Canal aus dem um die		
Hippuris vulgaris	99	1/5	12	centrale Lücke gelege-		
Cyperus Papyrus	, ,,	7.5		nen Kreise angestellt.		
Lin	2)	1/4	$\frac{2}{2}$			
Calla acthiopica L. Iris Pseudacorus	Blattstiel	1/4	3			
Lin	Blatt	1/3	$11/_{2}$			
Cladium germani-	Bratt	8	- / 2			
cum Schrad	29	1/3	$1^{1}/_{2}$			
Cladium germani-		1.	1			
cum Schrad	22	1/2	1			
Lin.	Blattstiel	4/5 u.2	1	Vermöge der Form des Luft-		
				eanals mussten beide		
				Querdurchmesser ange-		
				geben werden.		

Wenn ich daraus zu entnehmen glaube, dass je enger der Canal ist, desto weiter die Querscheidewände von einander abstehen, je weiter hingegen derselbe ist, diese desto näher an einander rücken, so will ich dies nur in soferne behaupten, als nicht andere Einrichtungen getroffen sind, welche für die Festigkeit der Structur der Pflanze Sorge tragen.

In Pflanzen, in welchen die Luftwege "gehäuft" auftreten, d. h. durch eine nur aus einer Zellreihe gebildete Längsscheidewand von einander getrennt sind, ist schon durch diese Anordnung eine gewisse Festigkeit erzielt, indem jeder Druck der einen Seite durch einen

gleich grossen der entgegengesetzten Seite aufgehoben wird, wodurch dann die Möglichkeit gegeben ist, dass die Canäle ohne durch Querscheidewände unterbrochen zu sein, auf längere Strecken verlaufen, wie wir es bei Hippuris vulgaris und Lysimachia thyrsiflora sehen.

Einen eigenthümlichen Fall beobachten wir bei Equisetum palustre. Ältere Stengel dieser Pflanze findet man nämlich durch tiefe, ringsum gestellte Längsfurchen ausgezeichnet, welche ihnen ein recht zierliches Ansehen geben. Schon ihre mit den im Innern verlaufenden Luftcanälen vollkommen übereinstimmende Anzahl und Stellung lässt einen Zusammenhang zwischen beiden vermuthen, der vollkommen deutlich wird, wenn man einen Querschuitt des Stengels betrachtet. - Man sieht nämlich, dass die Furchen dadurch entstanden sind, dass das die Lufteauäle nach aussen begrenzende Zellgewebe in selbe eingesunken ist. Denn da die Canäle, ohne durch Querscheidewände unterbrochen zu sein, einen ziemlich langen Verlauf haben (s. die Tabelle) und die Spannung und Festigkeit des die Lufträume nach aussen begrenzenden Zellgewebes mit dem Alter der Pflanze durch verminderten Säftezufluss bedeutend abnimmt, wird selbes endlich zu schwach, um sich ausgespannt erhalten zu können, und es sinkt dann, wie schon oben gesagt, in die Höhlungen ein.

Bei Canna-Arten und allen zur Abtheilung der eigentlichen "Luftgänge" gehörigen Formen ist der Gang mit Zellgewebe erfüllt, und indem die dasselbe bildenden Zellen sich wie Stützen verhalten, machen sie es möglich, dass die Luftgänge sich auf grössere Entfernungen erstrecken, ohne durch Querscheidewände unterbrochen zu sein.

Der Blattstiel von Nymphaea- und Nuphar-Arten zeigt in dieser Beziehung eine eigenthümliche Construction. Wir finden ihn von grossen, oft eine Linie weiten Lufteanälen durchzogen, welche vom Grunde des Blattstieles bis zum Übergange desselben in die Blattspreite ohne Querscheidewände verlaufen. Hier übernehmen nämlich die Sternhaare die Rolle der Querscheidewände; denn indem sieh ihre seitlichen Sehenkel, welche sowohl quer als auch nach der Länge des Lufteanales verlaufen, enge an die Wandung desselben anschniegen, oft sogar dieselhe Zelle die zwischen dem benachharten Canale gelegene Seitenwandung durchdringt, und in diesem auf gleiche Weise ihre Schenkel ausbreitet, wirken sie, da sie zugleich von derher Beschaffenheit sind, dem Einsinken der Seitenwandungen des Lufteanales hemmend entgegen, erhalten so denselben aus-

354 Leitgeb.

gespannt und geben ihm zugleich eine hinlänglich grosse Festigkeit. Zur näheren Bezeichnung derselben füge ich noch Folgendes bei:

Die Bildung dieser räthselhaften Organe ist nicht auf den Jugendzustand des Pflanzentheiles, in welchem sie auftreten, beschränkt. Eine Zelle, welche sich durch ihren körnigen Inhalt und die rundliche Form vor allen übrigen auszeichnet, lagert bedeutende Verdickungsschichten ab, treibt in die sie umgebenden Intercellularränme Fortsätze und dringt, während sich an ihrer Oberfläche die Höckerchen bilden, bis zum benachbarten Luftcanale durch, worauf sie dann in demselben ihre Schenkel seitlich und in die Länge ausbreitet (Fig. 7).

Nach dieser kurzen Abschweifung kehre ich wieder zum Gegenstande zurück.

Durch diese so verschiedenen Organisations- und Stellungsverhältnisse bei den verschiedenen Pflanzen lässt es sich erklären, dass man für alle Lufträume hinsichtlich der Abhängigkeit des Abstandes der Querscheidewände von der Weite des Luftcanales wohl kein allgemeines Gesetz aufstellen kann; doch wird dies möglich, wenn man nur solche Lufträume, welche denselben Bau und dieselbe Stellung zeigen, zusammenfasst. Betrachten wir z. B. folgende Pflanzen, welche in dem Baue ihrer Luftcanäle und der Stellung derselben ziemlich übereinstimmen:

					Q	uerdur e hmesser.	Längendurehmesser.
Cyperus flabelliformis	٠		٠	٠		. 1/10"	5'''
Menyanthes trifoliata	٠					. 1/6	21/2"
Calla aethiopica						. 1/4"	2'''
Iris Pseuducorus		٠		٠	٠	. 1/3"	1 1/2 ""
Cladium germanicum.		٠	٠	٠	٠	. 1/3'''	11/2"
27 29				٠		1,2"	1'''
Musa paradisiaca	٠	٠				. 4/5"	1′′′.

Bei Betrachtung dieser Tabelle ergibt sich von selbst das Gesetz, dass hei zunehmendem Querdurchmesser die Querscheidewände enger zusammenrücken, beim Kleinerwerden desselben weiter von einander abstehen. Dasselbe finden wir, wenn wir solche Pflanzen zusammenstellen, deren Lufträume mit Zellgewebe erfüllt sind:

					Que	rdurchmesser.	Längendurchmesser.
Canna speciosa .	٠					. 1/10"	5'''
Canna glauca .							3'''
Cyperus Papyrus							2′′′.

Aus allen diesem können wir entnehmen, dass zwischen der Weite des Lufteanales und dem Abstande der Querscheidewände desselben eine gewisse Beziehung obwaltet, die ich als allgemeines Gesetz kurz so zusammenfassen würde:

Wo luftführende Räume sieh unter denselben Verhältnissen der Organisation und der Stellung befinden, ist der Abstand der Querscheidewände von dem Querdnrchmesser derselben abhängig, so zwar, dass der Abstand der Querwände von einander im verkehrten Verhältnisse zu ihrer Breite steht.

Räumliche Verhältnisse der Lufträume.

Es dürfte hier am Platze sein, einige Worte über das räumliche Verhältniss der Lufträume zur Pflanzensuhstanz hinzuzufügen, auf das zuerst Unger hingewiesen und durch die Einführung einer den wissenschaftlichen Zwecken entsprechenden Methode genaue Resultate erhalten hat 1).

Wir werden wohl keine Pflanze finden, welche nicht in einem ihrer Theile wenigstens, luftführende Räume aufzuweisen hätte, welche besonders den Blättern nie fehlen. Freilich sind dieselben oft so unscheinbar, dass man bei Bestimmung derselben fast verschwindende Grössen erhält, während in manchen Fällen ihr Volum das der Blattsubstanz weit übertrifft. Als solche Extreme erwähnt Unger das Blatt von Camphora officinalis und das von Pistia texensis, von denen ersteres in 1000 Volumtheilen 77, letzteres 713 Volumtheile Luft enthält. Durch viele Versuche wurde endlich das Resultat erhalten, dass "der Luftgehalt der Blätter nahezu ¼ ihres Volumens beträgt, übrigens grosse und kleine Lufträume mit jeder Beschaffenheit der Blätter vereinbart sein können."

Anordnung der Lufträume in den Pflanzen.

Einen andern für die richtige Auffassung der luftführenden Räume nicht minder wichtigen Punkt bildet ihre Stellung und Gruppirung in den Pflanzen. Wie wir oben manche gänzlich von einander verschiedene Bildungen der Lufträume kennen gelernt haben, so gibt

 ¹⁾ Ich verweise hier ganz auf die schon oben angeführten "Beiträge zur Physiologie der Pflanzen". Sitzungsber, d. k. Akad, d. Wissensch, Bd. XII, pag. 367.

es auch hierin äusserst grosse Mannigfaltigkeit, und gerade die Anordnung der Lufträume hat auf ihre Entwickelungsart einen grossen Einfluss. Wir werden nämlich sehen, dass bestimmte Formen von Luftwegen nur in einer gewissen Anordnung vorkommen und dass wir bei Betrachtung der Stellungsverhältnisse meistens einen ziemlich sicheren Schluss auf die Art der Bildung der Lufträume machen können.

Ich gehe nun zu den verschiedenen Arten der Anordnung der Lufträume in den Pflanzen über. Nach meiner Meinung kann man hinsichtlich ihrer Stellung und gegenseitigen Lagerung folgende Formen unterscheiden:

- 1. Sie sind so gestellt, dass sie nur durch eine aus einer Zellreihe gebildeten Längsscheidewand von einander getrennt sind, in welchem Falle sie meist den sie enthaltenden Pflanzentheil ganz ausfüllen, gehäufte Luftwege (Meyen). Diese Form kommt insbesondere den "Lufteanälen" zu, und nie können weder "Luftgänge", "canalartige Luftlücken", noch "eigentliche Luftlücken" nach dieser Art geordnet erscheinen. Beispiele dieser Art geben uns die luftführenden Räume bei Hippuris vulguris (Fig. 8), Potamogeton natans, Lysimachia thyrsiflora, Pistia texensis.
- 2. Die einzelnen Canäle sind so gestellt, dass sie nur nach einer Richtung hin den Charakter der gehäuften Luftwege zeigen, das heisst, dass jeder einzelne Canal nicht, wie bei der früher beschriebenen Art, ringsum von Canälen umgeben ist, sondern nur nach einer oder zwei Richtungen hin unmittelbar an selbe angrenzt, in welchem letzteren Falle sie häufig kreisförmig gestellt erscheinen, wie wir es bei den meisten mit Lufträumen durchzogenen Wurzelfasern finden (Fig. 2). Dieselbe Art der Bildung zeigt sich am Grunde des Blattstieles von Pistia texensis.
- 3. Sie liegen im Gewebe der Pflanzen vertheilt, d. h. die einzelnen Canäle sind durch bedeutende, von Gefässbündeln durchzogene Parenchymmassen von einander geschieden, zeigen jedoch in ihrer gegenseitigen Lage immer eine bestimmte Gesetzmässigkeit. Diese Form finden wir bei den "Luftgängen" und "canalartigen Lücken". Beispiele dieser Art also sind Canna-Arten (Fig. 9), Iris Pseudacorus, Cladium (Fig. 6), Equisetum palustre etc.
- 4. Es ist nur eine centrale Luftlücke vorhanden, durch welche der betreffende Pflanzentheil förmlich ausgehöhlt erscheint. Diese

Form findet sieh in den Stengeln von Umbelliferen, Compositen, von Narcissus poeticus etc., oder sie erseheint in den Blättern, wie z. B. bei mehreren Allium-Arten. Der Bildung nach gehören diese Lufträume zu den "wahren Luftlücken".

5. Die Höhlungen treten ganz unregelmässig und vereinzelt auf, was wir z. B. in fast allen Blättern beobachten können. — Sie sind nur zufällige und durchaus von einander unabhängige Erweiterungen der kleinen Intercellularräume.

Nach dieser Aufzählung der verschiedenen Hauptstellungsverhältnisse, unter welche ich sämmtliche Formen zusammenfassen zu können glaube, wird das schon oben Erwähnte vollkommen klar, dass nämlich gewissen Formen von Lufträumen gewisse Stellungsverhältnisse eigenthümlich sind. Ich brauche nur zu erwähnen, dass die "Luftgänge" und "canalartigen Luftlücken" die unter 3 angegebene Stellung und Anordnungsart so bestimmt und constant zeigen, dass man bei auch nur flüchtiger Betrachtung des Querschnittes eines Pflanzentheils und Beobachtung dieser Stellung auf das Vorhandensein einer der beiden genannten Formen schliessen kann. So sind die unter 1 angeführten "gehäuften Luftwege" für die Luftcanäle vollkommen charakteristisch, und ihr Auftreten schliesst jede andere Art von Lufträumen gänzlich aus.

Durch diese Betrachtungen, denen sieh noch andere ähnliche anschliessen liessen, die sich aus der Untersuchung der Form und Anordnung der Lufträume ungezwungen entwickeln lassen, ergibt sich ungesucht das Gesetz, dass im Allgemeinen die Formen der Lufträume von ihrer Stellung und Anordnung im Pflanzenkörper abhängig sind.

Zusammenhang der Lufträume mit den Spaltöffnungen.

Ich komme nun zu einem andern Abschnitt in der Lehre von den luftführenden Räumen, dessen Begründung und Sicherstellung ein Ergebniss der neuesten Zeit genannt werden kann, die zugleich für die richtige Erkenntniss so mancher physiologischen Erscheinungen und besonders der chemischen Processe des Pflanzenkörpers von unendlicher Wichtigkeit ist; ich meine die Lehre von dem Zusam menhange der Lufträume unter sich und mit den Spaltöffnungen.

358 Leitgeb.

Seit der Aufstellung dieser Frage bekämpften sich die verschiedenartigsten Meinungen, indem der Zusammenhang und die unmittelbare Verbindung mit der atmosphärischen Luft eben so oft geleugnet als vermuthet wurde, da die Nachweisung mit dem Messer in den meisten Fällen unendlich schwierig und oft unausführbar ist, eine andere Beweismethode jedoch nicht aufgestellt werden konnte.

In den meisten Fällen, wo Luftwege in den Pflanzen auftreten, findet man die dieselben begrenzenden Zellen fest an einander geschlossen und dadurch die seitliche Verbindung mit den benachbarten Luftwegen verhindert. Als allgemeine Regel kann man dies bei jenen Formen aufstellen, die in einzelne Canäle gesondert und durch bedeutende Parenchymmassen getrennt, im Pflanzengewebe eingebettet sind. Bei jenen Formen hingegen, welche nur durch eine aus einer Zellreihe gebildeten Längsscheidewand von einander geschieden sind, findet man oft in den Seitenwandungen kleine Intercellularräume, welche, wie schon früher mehrere Anatomen gezeigt, meist in den in der Nähe der Querscheidewände gelegenen Theilen auftreten. Ein Beispiel solcher Intercellularräume sehen wir in Figur 3 aus den Wurzelfasern der Pistia texensis, und besonders sehön in der Nähe der Querscheidewände bei Menyanthes trifoliata.

In jenen Fällen hingegen, wo die Luftwege noch ganz den Charakter eines Intercellularraumes an sich tragen, also nur auf kurze Strecken verlaufen, sich dann im Zellgewebe verlieren, um später wieder aufzutreten, finden wir auch die seitliche Communication hergestellt, und so in den betreffenden Pflanzenorganen ein förmliches Netz dieser oft mikroskopischen Canäle gebildet, wodurch natürlich eine Ausgleichung der in denselben enthaltenen Luft bewirkt wird. Wenn man einen Luftweg, sei er nun "Luftcanal", "Luftgang" oder "canalartige Lücke", in seiner Erstreckung nach dem Grunde des ihn enthaltenden Pflanzentheiles verfolgt, so wird man ihn am Ende nicht durch eben so fest an einander schliessende Zellen begrenzt finden, sondern derselbe wird sich allmählich in ein Merenchym auflösen, das sich an den oberflächlichen Theilen des Haftorgans - meist Rhizoms — ausbreitet, oft wohl gar, wie es z. B. bei Nymphaea alba der Fall ist, in ein schwammförmiges Zellgewebe übergeht. In dieses lockere Gewebe also münden von allen Seiten die Luftcanäle, wodurch eine Vermengung und Ausgleichung ihres Inhaltes bewirkt wird.

Dass übrigens in der That die Lufträume unter sich in Verbindung stehen, beweist die Thatsache, dass sie bei der Injection eines Pflanzentheiles, besonders wenn man diese Operation ziemlich lang fortsetzt, sämmtlich mit Flüssigkeit erfüllt werden.

Wenn wir den Verlauf eines Luftraumes nach seinen äussersten oberflächlichen Endigungen verfolgen, so wird uns dadurch schon in vielen Fällen sein Zusammenhang mit den Spaltöffnungen klar. Betrachten wir, um eines speciellen Falles zu erwähnen, den Verlauf der Luftgänge des Blattstieles in die Blattfläche bei Canna speciosa, so sehen wir dieselben durch die ganze Blattrippe deutlich verlaufen, aber auch bei jeder Theilung und Abzweigung der Gefässbündel tritt ein Zweig des Luftganges in die Blattfläche über, um sich dort abermals zu verzweigen. Während man nun das denselben ausfüllende schwammförmige Gewebe in der Blattrippe noch genau unterscheiden konnte, es auch von dem des eigentlichen Blattstieles in nichts verschieden war, sieht man diese Zellen in der Fläche des Blattes mit Chlorophyll erfüllt, während ihre Form sich nur unbedeutend verändert hat. Hier sind sie in 4 oder 3 Lagen geschichtet und von den beiderseitigen Epidermalschichten nur durch eine Lage äusserst grosser Zellen getrennt, die dann an jenen Stellen unterbrochen ist, wo sich in der Epidermis eine Spaltöffnung befindet (Fig. 10), wodurch natürlich die unmittelbare Communication mit der äussern Luft hergestelltist. Dasselbe lässt sich auch an dem Blatte von Pistia texensis sehr leicht beobachten, wo, wie Fig. 11 zeigt, eine Lufthöhle unmittelbar durch eine Spaltöffnung mit der atmosphärischen Luft in Verbindung steht.

An den über Wasser stehenden Theilen des Stengels von Hippuris vulgaris findet man sehr häufig Spaltöffnungen, in welchem Falle uns dann jeder Querschnitt die Verbindung des Luftcanales mit der äusseren Luft zeigt (Fig. 12).

Ganz dasselbe findet man auch bei *Equisetum palustre*, wo jedoch eine Schichte sehr lockeren, mit vielen Intercellularräumen durchzogenen Parenchyms den Canal von den Spaltöffnungen trennt.

Doch nicht allein mittelst des Messers, dessen Anwendung in vielen Fällen nicht zum Ziele führt, lässt sich der so oft bestrittene Zusammenhang der Luftwege mit den Spaltöffnungen und durch diese mit der atmosphärischen Luft nachweisen; um vieles sicherer und leichter überzeugt man sich von dem Vorhandensein einer solchen Verbindung durch einen ganz einfachen Versuch, den ich zuerst an

einem Blatte von *Allium fistulosum* anstellte, der sich aber später mit mehr oder minderer Vollkommenheit auch bei den übrigen Pflanzen durchführen liess.

Hält man nämlich ein Blatt dieser Pflanze unter Wasser und bläst in selbes, so sieht man kleine Luftbläschen an der Oberfläche des Blattes entstehen, welche endlich, nachdem sie grösser geworden, sieh lostrennen und emporsteigen. Wenn man jedoch, bevor diese Bläschen sich loslösen, plötzlich, anstatt die Luft hineinzupressen, selbe auszusaugen beginnt, so verschwinden diese Bläschen sogleich wieder. — Hat man dies längere Zeit fortgesetzt und untersucht man dann die Oberfläche des Blattes, so bemerkt man keine Spur einer Verletzung, zum deutlichen Beweis, dass die Spaltöffnungen allein die Wege bildeten, durch welche die in die Höhlung des Blattes hineingepresste Luft den Ausweg nahm.

Unterwirft man ein solches Blatt später wieder dem Versuche, so muss man erstaunen, trotz des kräftigsten Blasens keine Luft mehr durch die Spaltöffnungen treiben zu können. Dies anfangs so überraschende Factum findet nach Prof. Unger darin seine Erklärung, dass die Zellen den mit der Luft hineingepressten Wasserdampf durch Endosmose aufnehmen, so aufquellen und den Verbindungsweg verschliessen. Die Versperrung dieser Verbindungscanäle trat auch dann ein, wenn die Höhlung des Blattes mit Wasser gefüllt, dies jedoch bald wieder ausgegossen wurde.

Diese Versuche wurden an vielen Pflanzen wiederholt und durch Prof. Unger, dessen Güte ich die Mittheilung dieser wie aller folgenden Versuche verdanke, folgendermassen abgeändert:

Es wurden Blätter von Iris Pseudacorus (in welcher Pflanze das Austreten der Luft besonders deutlich zu sehen ist), Cladium germanicum, Equiscum palustre, Narcissus biflorus und Allium fistulosum, bei welchen man sich früher von der Wegsamkeit der Communicationswege überzeugt hatte, in ein mit Wasser gefülltes Gefäss gelegt, selbes unter den Recipienten der Luftpumpe gestellt, die Luft ausgepumpt und so auch die Höhlungen der Luftwege mit Wasser erfüllt, was jedoch mit Absieht nicht vollständig bewerkstelligt wurde, um einzelne Partien noch mit Luft erfüllt zu lassen. Nach vollendeter Injection brachte ich abermals das oben bei Allium beschriebene Verfahren in Anwendung, wobei es sich zeigte, dass alle Verbindungswege verschlossen waren. Um jedoch auch ein

Durchpressen des Wassers zu versuchen und dazu eine grössere Kraft, als es durch das Blasen mit dem Munde möglich war, anwenden zu können, ward folgender Versuch angestellt:

Ein Blatt von Allium fistulosum, welches sich zu diesen Versuchen am besten eignet, ward an eine 94 Zoll lange Glasröhre angebunden und diese mit Wasser angefüllt. Erst nach Verlauf von fast einer halben Stunde zeigten sich an der Oberfläche des Blattes kleine Wassertröpfehen, welche immer häufiger wurden; doch kam es nie zu einem förmlichen Ausfliessen. — Der so zusammengesetzte Apparat wurde mehrere Tage stehen gelassen, und erst dann sprang das Blatt, nachdem das tropfenweise Austreten an der Blattfläche fortwährend angedauert hatte.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass mit der Zeit auch bei geringerem Drucke ein Durchtropfen des Wassers erfolgen könne; dass daher endosmotische Versuche mit dieser Pflanze, wie sie Hartig¹) anstellte, wohl nicht richtig sein können.

Bei vielen Pflanzen, welche ganz deutliche und schön ausgebildete Luftwege zeigten, war trotz des heftigsten Blasens keine Luft durchzubringen. Man musste also darauf bedacht sein, eine grössere Kraft, als es durch das Blasen möglich war, anwenden zu können, was auf folgende Weise bewirkt wurde:

An dem einen Ende einer heberförmig gebogenen Glasröhre wurde das Blatt auf die angegebene Weise aufgesetzt und verbunden, oder eine Pflanze mit dünnem Stengel luftdicht eingekittet; in dem andern bedeutend grössern Arm der Glasröhre Quecksilber eingefüllt, wodurch man durch das mehr oder mindere Nachfüllen desselben einen beliebigen Druck hervorzubringen im Stande war. Der ganze Apparat ward unter Wasser getaucht, um die etwa austretenden Luftbläschen beobachten zu können. Und so gelang das Durchpressen der Luft fast bei allen Pflanzen, deren Gewebe mit Lufträumen durchzogen war; besonders bei Lysimachia thyrsiflora gewährt es einen herrlichen Anblick, die Luftperlen an der ganzen Oberfläche der Pflanze hervortreten, sich vergrössern und endlich aufsteigen zu sehen.

Während bei den zuerst genannten Versuchen die Wegsamkeit der Canäle durch den oben angegebenen Grund aufhörte, bleibt bei

¹⁾ Versuche über die endosmot. Eigenschaften der Pflanzenhaut. Bot. Ztg. XI, 1853, S. 481.

dieser Versuchsart die Wegsamkeit fortwährend dieselhe, da nie so viel Wasserdampf, der freilich auch in der Atmosphäre enthalten ist, mit in die Luftwege hineingepresst wird, als es durch das Blasen mit dem Munde der Fall ist.

Alle diese Versuche setzen die Verbindung der luftführenden Räume durch die Spaltöffnungen mit der atmosphärischen Luft wohl ausser allem Zweifel, denn es sind Versuche, die immer angestellt und ganz leicht controlirt werden können.

Die ganze Lehre von der Verbindung der Luftwege unter sich und mit den Spaltöffnungen möchte ich also kurz so ausdrücken: Die luftführenden Räume, selbst wenn sie durch einfache Zelllagen seitlich von einander getrennt sind, stehen durch diese in der Regel unter sich nicht in Verbindung, lösen sich aber an ihren Enden in ein System von Intercellulargängen auf, wodurch einerseits die Communication unter sich, andererseits durch die Spaltöffnungen mit der atmosphärischen Luft vermittelt wird.

Vertheilung der Lufträume.

Es bleibt mir nun nur noch übrig, einige Worte über die Vertheilung der Lufträume in den Pflanzenfamilien und den einzelnen Pflanzen zu sprechen. Ihr Auftreten ist besonders häufig bei allen Wasser- und Sumpfpflanzen, und in allen hieher gehörigen Familien wird es wohl wenige Pflanzen geben, die nicht welche aufzuweisen hätten. Sehon in den höheren Cryptogamen, wie bei Filices und Equisetaceen spielen sie eine bedeutende Rolle, welche besonders bei Gramineen und Cyperaceen vorwiegend auftritt. Nicht minder häufig findet man sie bei Aroideen, Typhaceen und Najadeen und sie sind überhaupt weit vorwiegender bei Monocotyledonen als Dicotyledonen, bei welchen sie besonders bei den Umbelliferen, Compositen und verwandten Familien vorkommen.

Als besonders bevorzugte Organe hinsichtlich ihres Auftretens zeichnen sich die Blätter aus, als jene Pflauzentheile, in denen der Stoffwechsel am raschesten und häufigsten vor sich geht, die ihrer auch niemals ganz entbehren, was jedoch bei verholzten Pflanzentheilen der Fall ist. Es gilt also das Gesetz: Die Lufträume finden sich besonders bei Wasserpflanzen, und als